Zur Kenntnis der Parricidalsprossung bei *Argutastrea* CRICKMAY (Anthozoa, Rugosa)

Von BERNHARD HUBMANN

(Vorgelegt in der Sitzung der math.-nat. Klasse am 13. Oktober 1994 durch das w. M. H. W. FLÜGEL)

(Mit 9 Abbildungen)

> The formation of colonies is a prominent feature of Palaeozoic corals. Some 35 per cent of rugose corals by genera and all tabulate corals are colonial. It is therefore surprising that relatively few studies have been made of the detailed development of the colony form.
>
> C. T. SCRUTTON, 1983

Zusammenfassung

Unter den Vertretern der Gattung *Argutastrea* wird bei *quadrigemina* (GOLDFUSS, 1826) der eigentümlichen Sprossungsart taxonomische Signifikanz zuerkannt (COEN-AUBERT & LÜTTE 1990). Hierbei entstehen aus einem Mutterkoralliten des cerioiden Korallums (im allgemeinen), d. h. innerhalb bzw. „auf Kosten" des Mutterkoralliten, vier Tochterkoralliten.

Bislang liegen eingehendere Untersuchungen dieser eigentümlichen Sprossungsform nur an *Stauria favosa* vor (KOCH 1883, SMITH & RYDER 1927, TING 1940).

An Hand mehrerer Dünnschliff- und Acetatfolien-Serien sowie experimentellen Tests wird im folgenden versucht, auf die Bedeutung dieser Sprossungsart bei *Argutastrea quadrigemina* hinzuweisen und Gemeinsamkeiten bzw. Unterschiede zu *Stauria favosa* zu diskutieren.

Abstract

Among representatives of *Argutastrea* the species *quadrigemina* (GOLDFUSS, 1826) is characterized by its quadripartite increase, which is a prominent taxonomic feature (COEN-AUBERT & LÜTTE, 1990). Within (i. e. "at the cost of") autocorallites four hysterocorallites develop.

At the moment accurate investigations of such a perculiar increase were only carried out in *Stauria favosa* so far (KOCH 1883, SMITH & RYDER 1927, TING 1940).

On the basis of numerous series of thin sections and acetate peels of *Argutastrea quadrigemina* as well as on experimental tests the importance of this budding, but also mutualities and differences to *Stauria favosa* are discussed.

Einleitung

Koloniebildende Korallen sind Produkte wiederholter unvollständiger asexueller Fortpflanzung. Die Loslösung der Tochtertiere wird

unterdrückt, d. h., es tritt Knospung auf, wobei die Ablösung der Knospen unterbleibt und somit die Blastozoide sich mit ihren Erzeugern in dauerndem Verband vereinigen. So entsteht eine Einheitsbildung, die ein „Individuum höherer Ordnung" ist (BEKLEMISHEV 1958: 73). Signifikant ist, daß die Art der Teilungs- und Knospungsweise, die der Stockbildung zugrunde liegt, unmittelbaren morphophänomenologischen Einfluß auf den Stock selbst hat.

Die Darstellung des für *Argutastrea quadrigemina* typischen quadriparten, parricidalen Sprossungsmodus und der astogenetischen Entwicklung des Korallums basiert auf Untersuchungen mehrerer Korallenstöcke der Lokalität Steinbruch Ermberg (Eifel, Rodert-Formation, Givetium) aus dem Rheinischen Schiefergebirge/BRD (Abb.1).

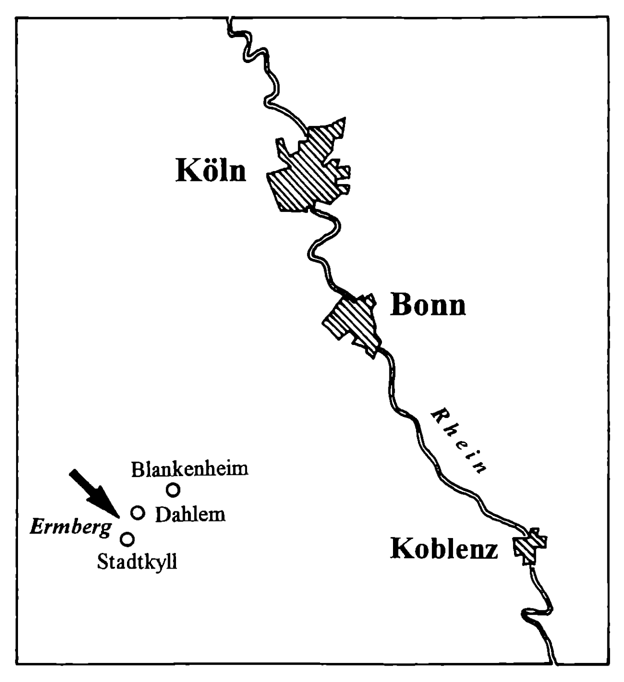


Abb. 1: Lage des Fundpunktes (Pfeil).

Das „*quadrigeminum*-Problem"

GOLDFUSS (1826: 59 [1862: 55], Taf. 1, Fig. 2; Taf. 2, Fig. 4; Taf. 4, Fig. 12) stellte aufgrund von fünf Exemplaren die Art *Cyathophyllum quadrigeminum* auf. Ihr genauerer Fundpunkt ist heute nicht bekannt, wenngleich die Etikett-Angabe zum Lectotypus (SMITH 1945) die Lokalitätsangabe „Dottendorf" (Ortschaft im Nahbereich von Bonn) angibt (N. B.: wahrscheinlich irrtümliche Angabe, da hier weder Mitteldevon- noch Oberdevon ansteht; vergl. BIRENHEIDE 1969: 42). Die markante

Vierersprossung kommt, nach BIRENHEIDE (1969: 42), nicht nur bei der Art *quadrigeminum*, „sondern auch bei anderen zu *Hexagonaria* und *Disphyllum* gestellten Arten" vor, und „so sind auch die Syntypen von *quadrigeminum* [...] vom Lectotypus verschieden, obwohl sie vierfache Kelchknospung aufweisen" Die aus diesem Umstand resultierenden Probleme des taxonomischen Umfangs, aber auch der systematischen Stellung von *quadrigeminum* sowie der anderen von GOLDFUSS dieser Art zugerechneten Typen konnte GLINSKI (1955: 75–78) entwirren. Sieht BIRENHEIDE (1969) in *quadrigeminum* Übergangsmerkmale zwischen *Hexagonaria* und „*Disphyllum* s. str.", so wird heute die Art zu *Argutastrea*[1] gestellt und als ihr wichtigstes diagnostisches Merkmal das charakteristische blastogenetische Phänomen herangezogen; dies schlägt sich auch in der Artdiagnose nieder (LÜTTE & OEKENTORP 1988: 224, COEN-AUBERT & LÜTTE 1990: 21).

Von einigen Autoren (YÜ et al. 1974, WANG et al. 1974 und JIA et al. 1977) wurden allerdings zu *quadrigemina* auch Vertreter der Gattung gestellt, die bei sonst übereinstimmenden Skelettmerkmalen **nicht** die charakteristischen Vierersprossungen aufweisen (HUBMANN 1992a).

Die quadriparte Parricidalsprossung

Bei einigen Stock-Wuchsformen (z. B. cerioiden Koralla) bleiben die neugebildeten Individuen untereinander durch thekale Bildungen getrennt und im Kontakt zum Mutterkoralliten. Generell werden zwei Grundtypen von Knospungen (an rezenten Korallen) unterschieden, je nachdem, ob sich die Knospung innerhalb oder außerhalb des tentakulären Weichkörpers vollzieht (Abb. 2).

A. Außenknospung (extratentakulare Knospung): Die Polypenknospen entstehen entweder an der Seitenwand des Muttergewebes (Lateralknospung) oder zwischen zwei Autokoralliten (Interstitialknospung). Sie können aber auch aus dem Coenosarc, das die einzelnen Individuen des Stockes verbindet, entstehen (Coenosarc-Knospung).

B. Innenknospung (intratentakulare Knospung): Mund und Tentakelkranz des neugebildeten Polypen entstehen innerhalb der Mundscheibe des Mutterpolypen. Dies kann sich im Skelett dadurch zeigen, daß sich einzelne Septen verlängern und innerhalb des Kelches (bzw. der Koralliten) verbinden und einen/mehrere Koralliten umgrenzen. Hierbei können sich die Tabulae taschenförmig nach oben krümmen, den Kelch somit segmentieren und die neuen Außenwände des/der Tochterkoralliten bilden.

[1] Zur Gattung *Argutastrea* werden nach CRICKMAY (1960: 10 f.) massive cerioide Rugosa mit radialsymmetrischen, glockenförmigen Kelchen vereinigt. Vertreter der Gattung weisen polygonale Koralliten mit verstärkten Wandbildungen und Septen zweier Ordnungen mit z. T. erheblich unterschiedlichen Längen auf. Die schwach carinaten Septen sind im allgemeinen im Dissepimentarium stark erweitert, im Tabularium dagegen dünn ausgebildet. Durch die Ausbildung durchgehender Septen unterscheidet sich *Argutastrea* von anderen koloniebildenden devonischen Rugosen, wie z. B. *Disphyllia, Wapitiphyllum* usw., die lonsdaleoide Blasen aufweisen.

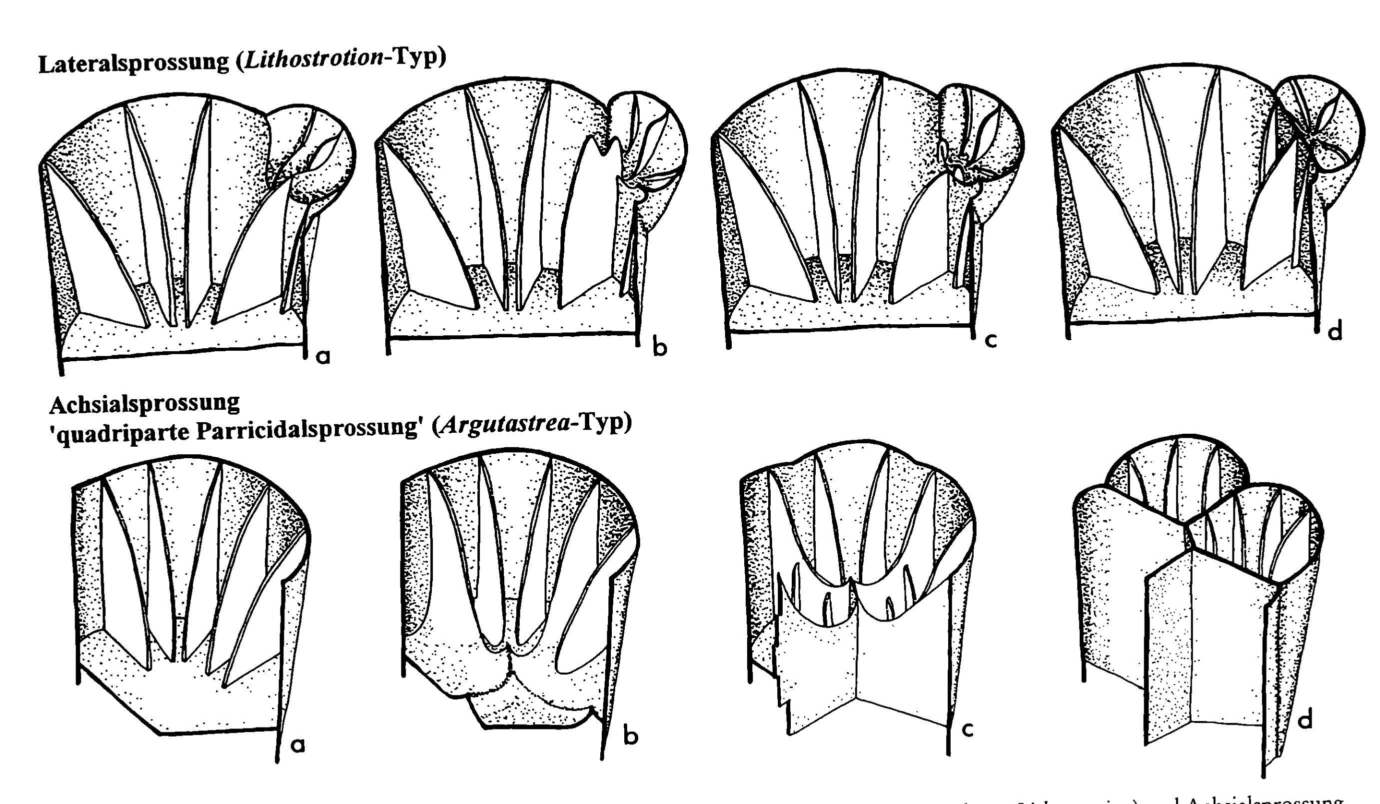


Abb. 2: Gegenüberstellung der ontogenetischen Entwicklung von Lateralsprossung (am Beispiel von *Lithostrotion*) und Achsialsprossung (parricidale Vierersprossung am Beispiel von *Argutastrea*).

Eine markante Variante stellt der nur bei wenigen Genera bzw. Arten bekannte Sprossungstypus dar, bei welchem sich „der Mutterkelch stets in vier Tochterkelche teilt und ganz in sie aufgeht" (GLINSKI 1955: 80).

In seiner Arbeit „*Die ungeschlechtliche Vermehrung (Theilung und Knospung) einiger Palaeozoischen Korallen vergleichend betrachtet*" untersuchte G. v. KOCH (1883) erstmals diese „sehr eigenthümliche" parricidale Sprossung an der mittelsilurischen Gattung *Stauria*. Er bemerkt diesbezüglich zu *Stauria favosa* (LINNÉ, 1758): „*Sie kommt auf folgende Weise zustande: Zuerst beginnen die vier Hauptsepten, welche in der Regel schon vorher stärker hervortreten, sich zu verdicken, so dass sich nun im Kelch vier deutliche Sectoren unterscheiden lassen. Bald darauf entwickeln sich an den Hauptsepten, die wir hier auch als Theilungssepten bezeichnen können, neue, anfänglich sehr kleine secundäre Septen, welche an ihrem freiem Ende theilweise mit den übrigen Septen verschmelzen, wodurch in den vier Scetoren* [sic!] *eigene Centren, den jungen Kelchen entsprechend, zu stande kommen.*" ... „*Noch später sieht man, wie die secundären Septen immer grösser und durch Einschiebung neuer immer zahlreicher werden, während die Teilungssepten immer mehr verdicken und ... mit je einem Viertel des ursprünglichen Mauerblattes zusammen die Kelche von vier jungen Polypen bilden.*"

Wenngleich diese Sprossung als auffallendes Art-Charakteristikum an *Stauria favosa* beobachtbar ist, so ist sie kein Kriterium für alle Vertreter der Stauriidae MILNE-EDWARDS & HAIME, 1850. Es kommen vielmehr sowohl quadriparte parricidale wie nichtparricidale Sprossungsformen vor (HILL 1981: 133). Vergleichbares gilt auch für das mittel- bis oberdevonische Genus *Argutastrea* CRICKMAY, 1960, bei dem die vierteilige Parricidalsprossung als namensgebendes Charakteristikum nur bei *Argutastrea quadrigemina* auftritt.

Blastogenese bei *Argutastrea quadrigemina*

Korallitenquerschnitte von *A. quadrigemina* sind im allgemeinen, d. h. wenn sie sich im „normal-cerioiden" Verband befinden, polygonal-sechseckig, in Ausnahmefällen fünf- oder mehreckig. Randlich können sich gelegentlich die Koralla phaceloid auflösen, die Koralliten bleiben aber zumeist noch ein- oder zweiseitig im Kontakt. Derartige Koralliten weisen dementsprechend rundliche Querschnitte auf. Unabhängig von der Geometrie der Querschnitte entwickeln sich die Hysterokoralliten durch Parricidalsprossung. GOLDFUSS (1826) gab als Kriterium für diesen Knospungstyp an, daß die Korallitenteilung durch ein verstärktes Wachstum von vier Septen entsteht und streicht dieses Merkmal als Arttrennend hervor. SCHLÜTER (1881: 99) stellte letzteres in Frage, nicht zuletzt, weil „Vierteilung bisweilen stattfindet, aber nicht öfter als Drei-, Fünf- und Sechserteilung" Inwieweit Fünf- und Sechserteilung tatsächlich auftreten kann, bleibt (vgl. GLINSKI, 1955: 80) auch durch vorliegende Untersuchung unbeantwortet. Die Ausbildung von lediglich

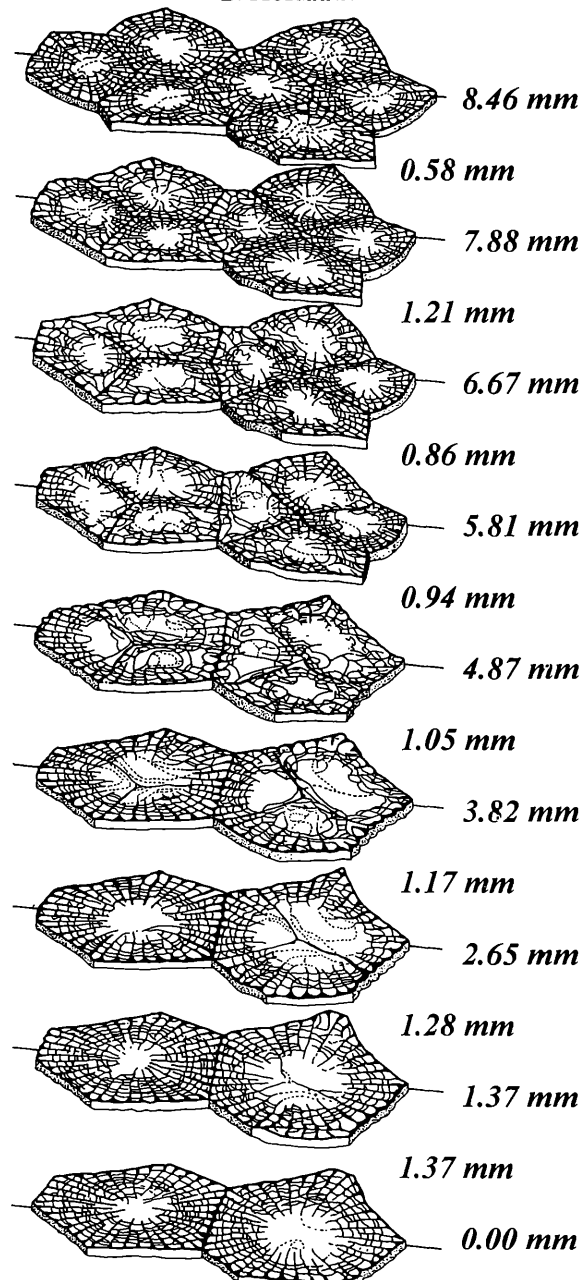


Abb. 3: Tomographie eines Sprossungsvorganges bei *Argutastrea quadrigemina*. Beachte „Dreiersprossung" links versus „Vierersprossung" rechts. Werte in mm geben Abstände der Schnittebenen zueinander bzw. Abstände zum ersten Schnittniveau an.

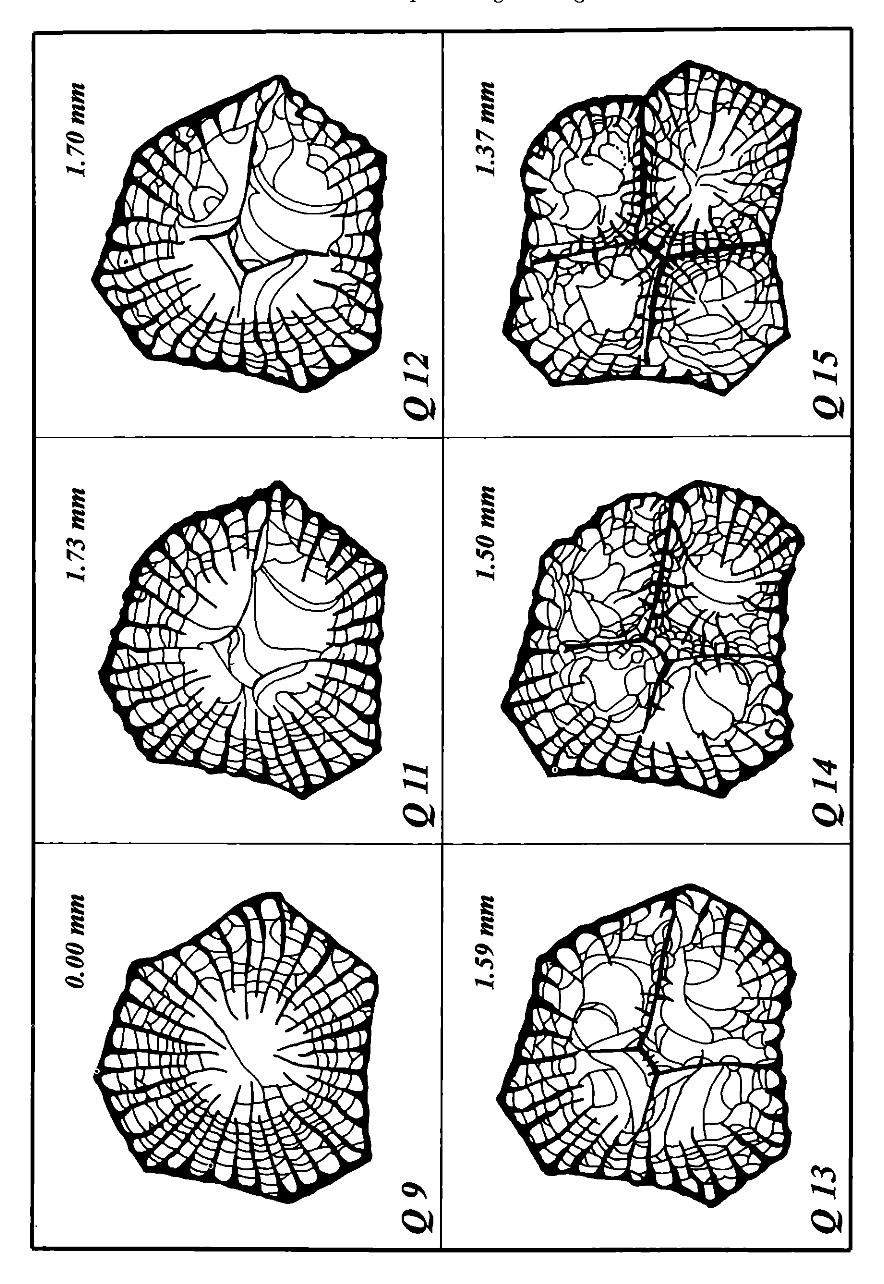


Abb. 4: Querschnitt-Tomographie (Querschnitte Q 9 bis Q 15): Heranbildung von vier Hysterokoralliten (Q 15) innerhalb des Autokoralliten (Q 9). Die jeweiligen Schnitt-Abstände werden rechts oben angegeben.

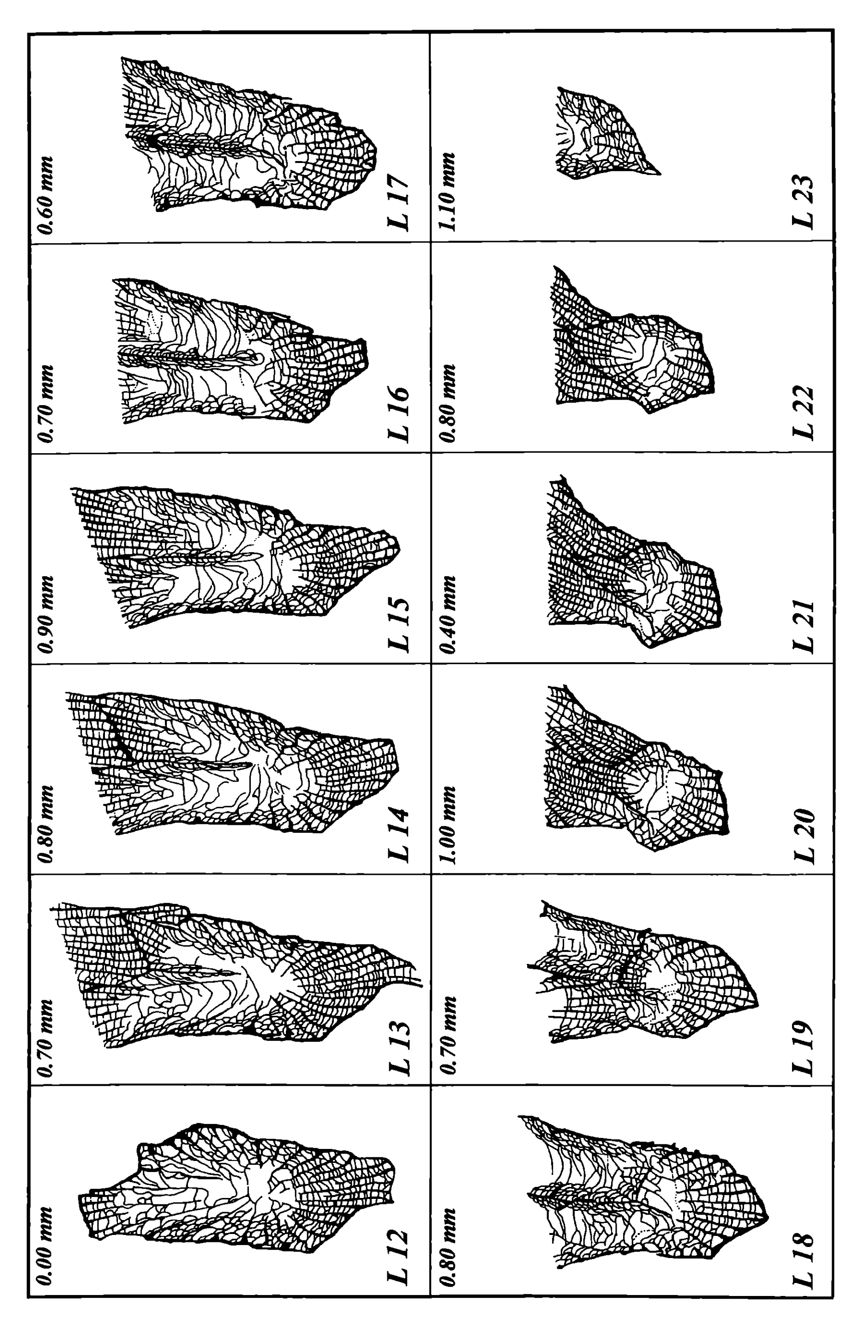


Abb. 5: Längsschnitt-Tomographie (L 12 bis L 23) durch den Sprossungsbereich. Schnitt-Abstände werden rechts oben angegeben.

drei Knospen wird dagegen nur sehr untergeordnet verwirklicht; sie dürfte als Funktion reduzierter Platzverhältnisse zu deuten sein (Abb. 3). Dreierteilung anstelle der „normalen" Viererteilung ist z. B. auch bei *Stauria favosa* bekannt (MILNE-EDWARDS & HAIME 1851; LINDSTRÖM 1883 bei *Ceriaster* [= syn. mit *Stauria*?], KOCH 1883, SMITH & RYDER 1927, TING 1940).

Liegen die Querschnitte in weiterem Abstand (> 1 mm), so läßt sich die Blastogenese tatsächlich als Ausdruck der Annäherung sich stetig verlängernder Septen („Teilungssepten" sensu KOCH) deuten (Abb. 4).

Bei engständigem Intervall (< 0,3 mm) erkennt man jedoch, daß die Septen ins Zentrum vorwachsen, anfangs zum Dissepimentarium umbiegen und sich später mit marginal aufwölbenden Bodenanteilen zu verbinden scheinen. Innerhalb der durch die Septen entstehenden Sektoren scheinen sich die Böden kräftiger aufwärts zu wölben und allmählich die Kelchbasen der einzelnen Tochterkoralliten zu modellieren.

Der genaue Vorgang, ob nun „Teilungssepten" oder „Teilungsböden" für die Neubildung thekaler Trennwände innerhalb der Mutterkoralliten verantwortlich sind, kann aus Querschnittserien allein nicht eindeutig deduziert werden.

Es wurden daher in Abständen von bis 1 mm parallel zur Achse der Wachstumsrichtung Serienschnitte untersucht. Dabei zeigte sich, daß leicht schräge Schnitte parallel zu den Korallitenachsen die besten Ergebnisse für die Erfassung der Sprossungsvorgänge lieferten (Abb. 5).

Die charakteristische (räumlich/flächige) Platzaufteilung der vier parricidal entstandenen neuen Koralliten dokumentiert sich streng nach dem Muster, wonach sich fünf neu entstehende thekale Bildungen gabelförmig zu drei und drei in Winkeln von 120° treffen. Tritt nur eine Dreierteilung des Mutterkoralliten ein, so treffen sich die neuen thekalen Bildungen (in diesem Fall werden nur drei neue Theken gebildet) ebenfalls in Winkeln von 120° in einer achsialen Linie. Signifikant für die genannte Viererkonstellation ist die Entwicklung einer „Polarwand", die sich aus den zwei dreifachen Verbindungen der neuerworbenen Korallitenwände ergibt (Abb. 3). Sie ist der zwischen Haupt- und Gegenseptum bei der charakteristischen karbonischen Heterokorallengattung *Hexaphyllia* korrespondierenden Axialplatte analog. Diese Polarwand fehlt jedoch bei einer orthogonalen Anordnung der Hysterokoralliten, wo statt der zwei dreifachen eine vierfache Verbindung entsteht. Letztere Anordnung stellt KOCH (1883: Taf III, Fig. 23) als Modell für die parricidale Vierersprossung dar. Seine Illustration wurde von mehreren Autoren übernommen (z. B.: HILL 1935, SHROCK & TWENHOFEL 1953 usw.) bzw. abgewandelt (FEDOROWSKI & JULL 1976). Die orthogonale Anordnung wird bei *A. quadrigemina* aber nur im initialen Sprossungsstadium verwirklicht und nur äußerst selten beibehalten. Dagegen wird die erwähnte kreuzweise Anordnung der Tochterkoralliten mit Ausbildung der Polarwand astogenetisch unmittelbar folgend realisiert und in Form und Anordnung der Elemente beibehalten; sie blieb bislang bei Untersuchungen unberücksichtigt (Abb. 4c–f).

Zur Rekonstruktion des Sprossungsablaufes müssen die aus den Skelettanteilen (re)konstruierten Platzverhältnisse des sie sekretierenden Weichkörpers im Sprossungsbereich herangezogen werden. Im folgenden wird daher die Blastozoidbildung bzw. Blastogenese unter dem Gesichtspunkt der Reaktion(en) des (der) Polypen gesehen, wenngleich die Kenntnis der Anatomie und „Biologie" paläozoischer Weichkörper von Korallen äußerst gering und spekulativ ist (COPPER 1985, COPPER & PLUSQUELLEC 1993).

Das Teilungsverhalten des hypothetischen Weichkörpers während der Blastogenese muß sich unter räumlichen Zwängen, weil innerhalb des geringen Raumangebotes des Mutterkoralliten sich abspielend, vollzogen haben. In Vereinfachung einiger nicht nachvollziehbarer Parameter (wie z. B. Formstabilität mancher Körpersegmente, Verankerung an Skelett-Teilen u. ä. m.) kann das Sprossungsverhalten unter dem Aspekt der Wirkung von Oberflächenspannungen (vgl. THOMPSON 1952) verstanden werden. Betrachtet man den in (vier) gleichgroße Teile „zerfallenden" Weichkörper des Mutterpolypen unter dieser Perspektive, so sind zumindest weite Anteile der während oder unmittelbar nach dem „Teilungsprozeß" gebildeten Skelettelemente unter dem Aspekt der „minimae areae" zu deuten. Da sich die Furchungs- bzw. Teilungsvorgänge innerhalb der für *Argutastrea* typischen **tiefen** Trichterkelche abspielen und die neuentstehenden Tochterpolypen daher nicht die Möglichkeit haben, ihren wachsenden Raumbedarf an den rigiden Vertikalelementen des Kelches zu kompensieren, bilden diese Vorgänge (paläontologisch dokumentierbar) weitgehend nur die horizontalen Skelettelemente (i. e.: Tabulae, Dissepimente) ab.

Der Sprossungsprozeß läßt sich demnach nach folgender Kausalkette erklären (Abb. 6):

Der Teilungsvorgang des Polypen beginnt mit einer anfänglichen Zweier- bis Dreierfurchung, die sich ontogenetisch rasch zu einer Viererfurchung der basalen Fußscheibe entwickelt. Die Zweierfurchung wird allerdings nur andeutungsweise in den Skelettelementen dokumentiert und daher in weiterer Betrachtung nicht berücksichtigt. Der Vorgang der Teilung bzw. Furchung vollzieht sich bei der Platznahme des basalen Weichkörpers in Höhe des nächsten, zukünftigen Tabularraumes. Der Bau des folgenden Tabulums erfolgt gleichzeitig mit der basalen Furchung der Fußscheibe und stellt die Negativform des basalen (bereits gefurchten) Polypens dar. Die Folge sind Abweichungen der Böden vom sonst üblichen Bauplan (vollständig horizontal, umgekehrt tellerförmig orientiert; LÜTTE & OEKENTORP 1988: 224); sie heben sich deutlich durch unregelmäßig-konkave Ausbildung ab.

Die Platzaufteilung der zwei, dann drei und später vier jungen, über ihr Hydroskelett miteinander in physikalischem Kontakt stehenden Polypen innerhalb des vom Mutterpolypen vorgegebenen Koralliten geschieht streng nach wechselwirkenden Kriterien der Oberflächenspannung: die Neubildung von Theken vollzieht sich analog den Trennwänden von in Kontakt stehenden (Seifen-)Blasen (Abb. 3, 7). Im Stadium der

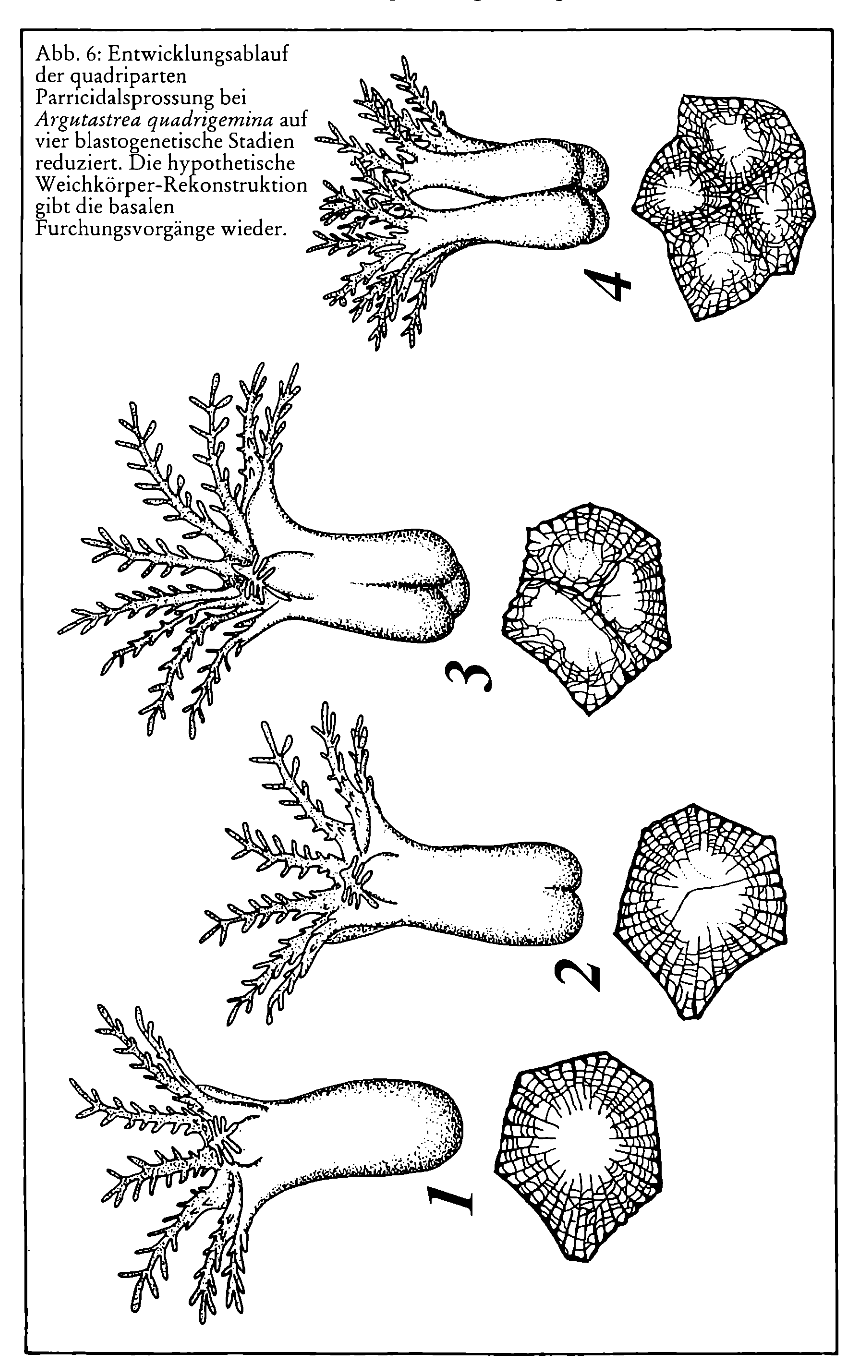


Abb. 6: Entwicklungsablauf der quadriparten Parricidalsprossung bei *Argutastrea quadrigemina* auf vier blastogenetische Stadien reduziert. Die hypothetische Weichkörper-Rekonstruktion gibt die basalen Furchungsvorgänge wieder.

Dreiteilung modellieren sich drei Trennwände („Teilungssepten“) heraus, die, von den relativen Größen der Tochterpolypen abhängig, zwar unterschiedliche Längen aufweisen, sich stets aber in einem Winkel von 120° im (peri)achsialen Bereich treffen. Betrachtet man die (relativen) Größenunterschiede der drei Tochterpolypen, d. h. deren in Querschnittserien sichtbaren Raumaufteilung, dann erkennt man stets **einen** gegenüber den beiden anderen „Geschwistern“ größeren Blastozoid. Letzterer stellt einen „nicht stabilen“ Körper dar und wird durch Furchung bzw. Teilung in zwei weitere Teile zerlegt. Damit wird das Stadium

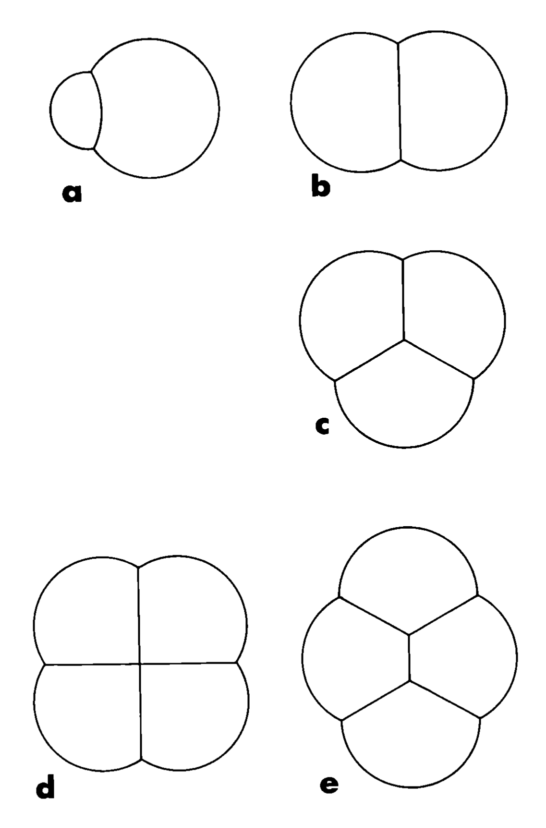


Abb. 7: Modelle von „doppelten, drei- und vierfachen Seifenblasen“, verändert und ergänzt nach D'ARCY WENTWORTH THOMPSON (1952): Sind die beiden im Kontakt stehenden Blasen nicht gleich groß, bildet sich eine gekrümmte Scheidewand (a), im Falle zwei gleich großer Blasen eine gerade Scheidewand heraus (b). Drei gleich große Blasen vereinen sich unter Bildung gerader Scheidewände, die zueinander einen Winkel von 120° einnehmen (c). Vier im Kontakt stehende Blasen können in zwei Konstellationen auftreten: in orthogonaler Anordnung (d) und in kreuzweiser Anordnung mit Scheidewänden, die in Winkeln von 120° angeordnet sind (e). Die letztere Anordnung, die gegenüber der orthogonalen eine stabile Gruppierung von vier Blasen darstellt, kommt durch die Ausbildung einer „Polarwand“ zustande.

erreicht, in dem sich vier eigenständige Individuen den vorgegebenen Raum aufteilen. Dies geschieht, der Gesetzmäßigkeit geringster gegenseitiger Spannungen gehorchend, in der zuvor erwähnten Konstellation mit der Bildung von fünf neuen Theken, die zueinander den charakteristischen Winkel von 120° einnehmen (Abb. 3).

Spekulativ bleibt vorerst die Beantwortung der Frage, in welchem zeitlichen Rahmen sich die Sprossung vollzogen haben mag. Generell würden sich methodisch zwei Phänomene zur relativen Datierung anbieten: die Parallelstreifung der Epithek und das „density-banding" der Horizontalelemente. Erstere bilden Tag-/Nachtrhythmizitäten, letztere den Jahresrhythmus ab. Beide Methoden sind aber am untersuchten Material nicht anwendbar. Für den jährlichen Zuwachs von Korallen werden Werte um unter 5 mm bis über 20 mm (maximal sogar bis 140 mm) in der Literatur (vergl. FLÜGEL 1975: 413) angegeben. Zieht man die („unteren") Grenzwerte in eine diesbezügliche Überlegung ein, so ist mit vollständig ausgebildeten Koralliten innerhalb eines bzw. eines halben Jahres zu rechnen (vgl. Abb. 3).

Astogenese

Blastogenetische Phänomene haben auch unmittelbaren Einfluß auf die Astogenese. So ist bei cerioiden Rugosa die weitaus häufiger vorkommende marginale Kelchknospung, bei der knospende (Hystero-)Koralliten marginal zum Mutterkoralliten wachsen, für eher globulare (kugelige, ellipsoidische, halbkugelförmige) Koralla verantwortlich. Das ergibt sich aus einem höheren Raumbedarf, der durch das keilartige Divergieren der sprossenden Koralliten bedingt wird. Die parricidale Substitution des Mutterkoralliten durch vier Tochterkoralliten, welche durch längeren Zeitabschnitt des astogenetischen Wachstums hindurch nur geringen lateralen (zentrifugalen) Zuwachs aufweisen, benötigt wesentlich weniger Raum. Parallelwachstum, eher brotlaibförmige Koralla und Übergänge zu phaceloidem Habitus (GLINSKI 1955: 80) sind konsequenterweise die Folge.

Da an den untersuchten Kolonien die quadriparte Parricidalsprossung „astogenetisch persistierend" ist, d. h. dieser Sprossungstyp ausschließlich vom Protokoralliten (Abb. 8) an durch die gesamten Stöcke verfolgbar ist, wird vom Autor die „speziesdiagnostische Signifikanz" dieses Merkmals unterstützt. Dem gegenüber steht die Beobachtung von ULITINA (1975: 177), die die parricidale Sprossung an *Hexagonaria* [*Argutastrea*] *quadrigemina* nicht als ständig verwirklichten Sprossungstypus ansieht. Vielmehr sollen sich diese Teilungsphänomene nur auf periphere Stockareale bzw. auf gerontische Astogeneseabschnitte beschränken, wobei letzteres ein generelles Phänomen bei „*Hexagonaria*" sei. In den hier untersuchten Fällen ist das „Absterben" der Kolonien nicht durch „kurzlebige, parricidal entstandene Polypen" verursacht worden (ULITINA 1975), sondern, im Gegenteil, dadurch, daß im gerontischen Koloniestadium die Polypen nicht mehr die Potenz hatten, Knospungen hervorzubringen. Dies zeigt sich dadurch, daß sich der

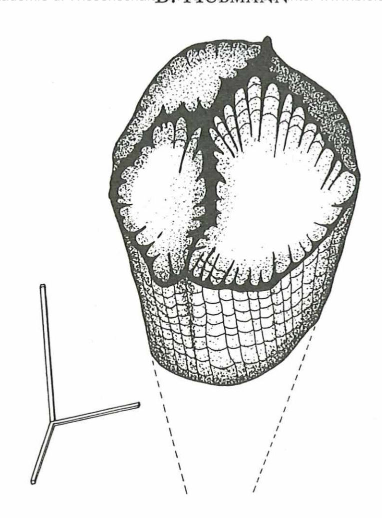


Abb. 8: Protokorallit von *Argutastrea quadrigemina*. Beachte den runden Querschnitt des Autokoralliten und die Ausbildung von vier Hysterokoralliten. Balkenlängen 0,5 mm.

Skelett-Zuwachs nur auf die einzelnen Koralliten beschränkt. Dementsprechend korrelieren Koralliten-Längen positiv mit zunehmendem Stockalter; die letzten Koralliten erreichen sogar durchwegs Längen bis 80–100 mm.

Biometrie und Wachstumsallometrie

Grundgedanke biometrischer Arbeitsmethoden ist ein auf mathematischer Basis beruhender quantitativer Vergleich von Skelettparameter. Diese Methode kann nicht die „klassische taxonomische Prozedur" ersetzen (vgl. Hubmann 1992b), aber dieser hilfreich zur Seite stehen; d. h., Diskriminanzanalysen und Signifikanzprüfungen gestatten Unterschiede von Individuen unter Zugrundelegung eines gewählten Wahrscheinlichkeitsgrades „objektiv" (mathematisch) zu umgrenzen. Dementsprechend wird im folgenden ein quantitativer Vergleich der untersuchten Kolonien untereinander sowie zum Lectotypus (kraft nachträglicher Bestimmung durch Smith 1945; Sammlung Goldfuss: Kolonie GMBo 204 b; das bei Goldfuss 1826: Taf. 19, Fig. 1b abgebildete Exemplar) unternommen. Die quantitativen Daten des Lectotypus werden von Schimunek (1958: 22–23) übernommen.

Zur biometrischen Analyse wurde ein auf die Parameter Kelchdurchmesser und Septenzahl reduzierter bivarianter Algorithmus, welcher von Schimunek (1958) entwickelt wurde und mehrmals an cerioiden rugosen Korallen getestet wurde (Flügel & Schimunek 1960, Krämer 1982, Hubmann 1992a), herangezogen.

Ausgegangen wird davon, daß Merkmalpaare mit unterschiedlichen Dimensionen, die von einem Individuum stammen, verschiedene Wachs-

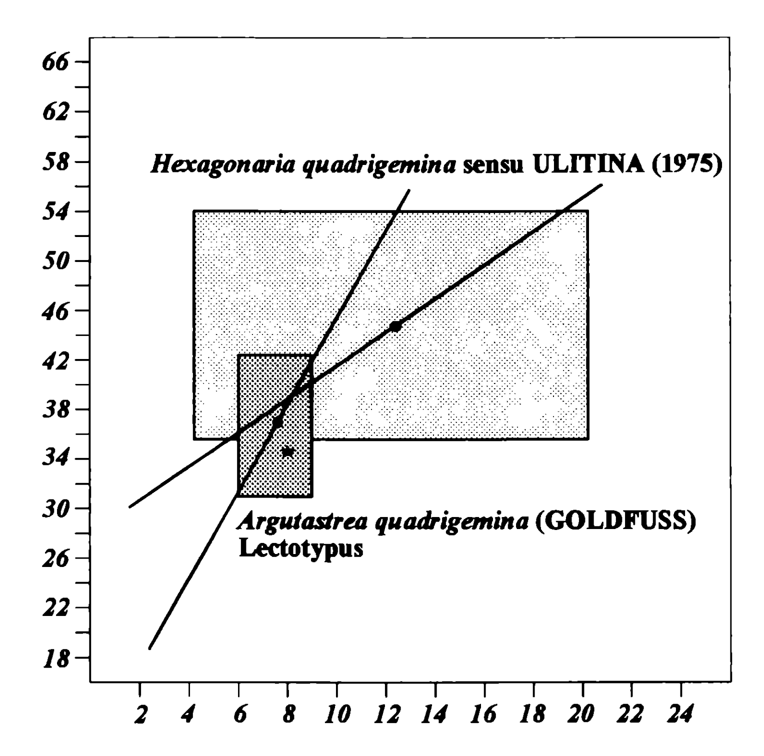


Abb. 9: Graphische Darstellung des biostatistischen Vergleichs (Wachstumstrendgeraden) von *Hexagonaria quadrigemina* sensu ULITINA (1975) und des Lectotypus von *Argutastrea quadrigemina* (Erläuterungen siehe Text). Abszisse: Kelchdurchmesser in mm; Ordinate: Septenzahlen; Punktesignatur: Vertrauens„rechtecke"; Punkte: arithmetische Mittel der biometrischen Daten; Stern: Lage der biometrischen Daten der untersuchten Kolonien.

tumsstadien darstellen. Die Regressionslinie eines Punkteschwarms solcher Wertepaare stellt somit die Wachstums(trend)gerade (HUXLEY 1932) dar. Nach diesem Algorithmus ergibt sich für den Lectotypus von *Argutastrea quadrigemina* die Wachstumstrendgerade $y = 3{,}55x + 10{,}36$. Datensets aller untersuchter Kolonien der Lokalität Ermberg ploten in einer graphischen Darstellung (Abb. 9) signifikant innerhalb der Vertrauensgrenzen des Lectotyps und sind somit (biometrisch signifikant) der Art *quadrigemina* zuzuweisen.

Interessant ist der biometrische Vergleich mit dem von ULITINA (1975) beschriebenen Exemplar aus dem kaukasischen Nachitschewan (Dansik), nachdem sich hier oben erwähnte blastogenetische und astogenetische Unterschiede ergeben: für diese als *Hexagonaria quadrigemina* beschriebene Koralle ergibt sich unter Auswertung der von ULITINA (1975: 178) aufgelisteten Daten die Wachstumstrendgerade $y = 1{,}37x + 28{,}15$. Diskriminanzanalytisch (nach IMBRIE 1956: 237 mit einem Wert

z = 11,54) ist diese Form signifikant unterschiedlich zum Lectotypus von *A. quadrigemina* (Abb. 9).

Anregungen zur vorliegenden Studie entstanden während der Arbeiten am Band „Anthozoa palaeozoica: Rugosa" (Catalogus Fossilium Austriae). Für interessante Hinweise und fruchtbare Diskussionen bedankt sich der Autor herzlichst bei Herrn Prof. Dr. H.W. FLÜGEL.

Literatur

BEKLEMISHEV, W. N. (1958): Grundlagen der vergleichenden Anatomie der Wirbellosen. – Bd. 1, VIII + 441 S., 192 Abb., Berlin.

BIRENHEIDE, R. (1969): Typen mittel- und oberdevonischer Rugosa aus der Sammlung GOLDFUSS. – Senckenbergiana leth., **50**/1, 37–55, 5 Taf., Frankfurt am Main.

COEN-AUBERT, M., & LUTTE, B.-P. (1990): Massive rugose corals from the Middle Devonian of the North Eifel Hills (Rheinisches Schiefergebirge, West Germany). – Geologica et Palaeont., **24**, 17–39, 2 Abb., 1 Tab., 5 Taf., Marburg.

COPPER, P. (1985): Fossilized polyps in 430-Mry-old *Favosites* corals. – Nature, **316**, 6024, 142–144, 1 Abb., London.

COPPER, P., & PLUSQUELLEC, Y. (1993): Ultrastructure of the walls, tabulae and „polyps" in Early Silurian *Favosites* from Anticosti Island, Canada. – Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg, **164**, 301–308, 5 Abb., Frankfurt am Main.

CRICKMAY, C. H. (1960): The older Devonian faunas of the Northwest Territories. – 21 S., 11 Taf., Calgary.

FEDOROWSKI, J., & JULL, R. K. (1976): Review of blastogeny in Palaeozoic corals and description of lateral increase in some Upper Ordovician rugose corals. – Acta Palaeont. Pol., **21**/1, 37–78, 10 Abb., Taf. 8–15, Warszawa.

FLÜGEL, H. W. (1975): Skelettentwicklung, Ontogenie und Funktionsmorphologie rugoser Korallen. – Paläont. Z., **49**/4, 407–431, 10 Abb., Stuttgart.

FLÜGEL, H., & SCHIMUNEK, K. (1960): Revision der aus dem Mitteldevon von Graz beschriebenen Arten der Gattung *Hexagonaria* GÜRICH (Rugosa). – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **111**, 1–29, 6 Abb., 1 Taf., Stuttgart.

GLINSKI, A. (1955): Cerioide Columnariidae (Tetracoralla) aus dem Eifelium der Eifel und des Bergischen Landes. – Senckenbergiana leth., **36**/1–2, 73–114, 27 Abb., 2 Taf., Frankfurt am Main.

GOLDFUSS, G. A. (1826): Petrefacta Germaniae. Erster Theil. – 12 unnum. Seiten + 1–252, 71 Taf., Düsseldorf.

GOLDFUSS, G. A. (1862): Petrefacta Germaniae. – 2. Aufl., IV + 1–234, 71 Taf., Leipzig.

HILL, D. (1935): British terminology for rugose corals. – Geol. Mag., **72**, 481–519, 21 Abb., London.

HILL, D. (1981): Rugosa. – In: TEICHERT, C. (Hrsg.): Treatise on invertebrate paleontology, Part F, Coelenterata, Suppl. 1 (1–2), Rugosa and Tabulata. – XL + 1–378, Abb. 1–247, Boulder, Colorado & Lawrence, Kansas.

HUBMANN, B. (1992a): Die Korallenfauna aus dem Devon von Feke (Antitaurus, SE-Türkei). II. Rugosa. – Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck, **18**, 151–169, 9 Abb., 5 Tab., 2 Taf., Innsbruck.

HUBMANN, B. (1992b): Variabilitätsuntersuchungen an *Catenipora* LAMARCK (Zoantharia, Tabulata). – N. Jb. Geol. Paläont. Mh., **1992/5**, 279–291, 6 Abb., 1 Tab., Stuttgart.

HUXLEY, J. S. (1932): Problems of relative growth. – 276 S., London.

IMBRIE, J. (1956): Biometrical Methods in the study of Invertebrate Fossils. – Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 108/2, 215–252, New York.

JIA, H., XU, S., KUANG, G., ZHANG, B., ZHUO, Z., & WU, J. (1977): Anthozoa. – In: Hubei Provincial Geological Science Research Institute (Hrsg.): Atlas of the paleontology of the South Central Regions, 2, Late Paleozoic, 109–272, Taf. 39–108, Beijing (Geol. Publ. House).

KOCH, G. von (1883): Die ungeschlechtliche Vermehrung (Theilung und Knospung) einiger palaeozoischen Korallen, vergleichend betrachtet. – Palaeontogr., B, **29** (3. Folge, Bd. 5, 5. u. 6. Lief.), 325–348, Taf. 41–43, Cassael.

KRÄMER, T. J. (1982): Cerioide Rugosa aus dem Devon der Bergisch Gladbach-Paffrather Mulde (Rheinisches Schiefergebirge). – N. Jb. Geol. Paläont. Mh., **1982/11**, 648–666, 4 Abb., Stuttgart.

LINDSTRÖM, G. (1883): Obersilurische Korallen von Tshau-tien im nordöstlichen Teil der Provinz Sz-Thwand. – In: RICHTHOFEN, F. von: Beiträge zur Paläontologie von China. – 4, 50–74, Taf. 5–7, Berlin.

LINNÉ, C. (1758): Systema naturae. – IV + 823 S., Editio Decima. Reformata, Stockholm.

LÜTTE, B.-P., & OEKENTORP, K. (1988): Rugose Korallen aus der Cürten-Formation (Givetium) der Sötenicher Mulde (Rheinisches Schiefergebirge, Nord-Eifel). – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **176**/2, 213–243, 4 Abb., 1 Tab., Stuttgart.

MILNE-EDWARDS, H., & HAIME, J. (1850): A monograph of the British fossil corals. First part. Introduction; corals from the Tertiary and Cretaceous formations. – Palaeontogr. Soc. London, **3**/2, LXXXV + 72 S., 11 Taf., London.

MILNE-EDWARDS, H., & HAIME, J. (1851): Monographie des polypiers fossiles des terrains palaeozoiques. – Arch. Mus. Hist. natur., **5**, 502 S., 20 Taf., Paris.

SCHIMUNEK, K. W. (1958): I. Teil: Das Paläozoikum des Sausals in der SW-Steiermark. II. Teil: Einführung in die Methoden der Biometrie. III. Revision der aus dem Grazer Paläozoikum beschriebenen Arten der Gattung *Hexagonaria* GÜRICH (Rugosa). – Unveröff. Diss. K.-F.-Univ. Graz, 116 S., 11 Abb., 7 Tab., 5 Taf., Graz.

SCHLÜTER, Cl. (1881): Über einige Anthozoen des Devon. – Verh. preuß. Rheinl. Westf., **38**, 189–232, Taf. 2–9, Bonn.

SHROCK, R. R., & TWENHOFEL, W. H. (1953): Principles of invertebrate paleontology. – XX + 816 S., Abb. 1.1–16.8, New York (McGraw-Hill).

SCRUTTON, C. T. (1983): Astogeny in the Devonian rugose coral *Phillipsastrea nevadensis* from northern Canada. – Mem. Ass. Australas. Palaeontols, 1, 237–259, 12 Abb., 3 Tab., Sydney.

SMITH, S. (1945): Upper Devonian corals from the Mackenzie river region, Canada. – Geol. Soc. Amer. spec. Pap., **59**, 1–126, Taf. 1–35, New York.

SMITH, S., & RYDER, T. A. (1927): On the structure and development of *Stauria favosa* (LINN.). – Ann. Mag. natur. Hist., (9), **20**, 337–343, 2 Abb., Taf. 9, London.

TING, T. H. (1940): Über die Gattung *Stauria* unter besonderer Berücksichtigung der Kreuzbildung. – Bull. geol. Soc. China, 20, Nanking.

THOMPSON, d'A. W. (1952): On Growth and Form. – 2 Bde., 2nd Ed., 1116 S., Cambridge.

ULITINA, L. M. (1975): Rost massivniykh koloniy rugoz (na primere *Hexagonaria* Gürich, 1896). – Drevnie Cnidaria I (SOKOLOV, B. S., Hrsg.), Nauka, 172–179, 5 Abb., Novosibirsk.

WANG, Y., YÜ, Ch., & WU, Q. (1974): Advances in the Devonian biostratigraphy of South China. – Mem. Nanjing Inst. Geol. Palaeont., **6**, 1–71, 2 Abb., 19 Taf., Nanjing.

YÜ, Ch., LIAO, W.-H., & DENG, Z. Q. (1974): Devonian corals. – In: Nanjing Institute of Geology and Palaeontology Acad. Sinica (Hrsg.): A handbook of the stratigraphy and palaeontology in Southwest China, 223–232, Abb. 64–66, Taf. 104–112, Nanjing (Sci. Press).

Anschrift des Verfassers: Dr. Bernhard HUBMANN, Institut für Geologie und Paläontologie der Karl-Franzens-Universität Graz, Heinrichstraße 26, A-8010 Graz.